

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

NICOLLI CRISTINA OSÓRIO

**Complexidade de *habitat* determinando padrões de aninhamento e
turnover na comunidade de algas perifíticas**

Maringá-PR
2017

NICOLLI CRISTINA OSÓRIO

Complexidade de *habitat* determinando padrões de aninhamento e *turnover* na comunidade de algas perifíticas

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues

Maringá-PR
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

O83c Osório, Nicolli Cristina, 1992-
Complexidade de *habitat* determinando padrões de aninhamento e *turnover* na comunidade de algas perifíticas / Nicolli Cristina Osório. -- Maringá, 2017.
34f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Líliliana Rodrigues.

1. Algas perifíticas - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas - Arquitetura - Complexidade de *habitat* - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Diversidade *beta*. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -579.8178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

NICOLLI CRISTINA OSÓRIO

Complexidade de *habitat* determinando padrões de aninhamento e *turnover* na comunidade de algas perifíticas

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Fabiana Schneck
Universidade Federal do Rio Grande (FURG)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 21 de fevereiro de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani” , Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico aos meus pais pelo amor, apoio e
por acreditarem em mim.*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que contribuíram direta ou indiretamente para realização deste trabalho.

Á minha orientadora Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues, por todos os ensinamentos, apoio, paciência, abraços, por sempre acreditar em mim, enfim, por ser minha “mãe científica”.

Aos membros da banca, os professores Dr.^a Fabiana Schneck e Dr. Roger Paulo Mormul, e aos membros suplentes Prof.^a Dr.^a Denise Bicudo e a Bióloga Dr.^a Bárbara Dunck, por terem aceitado prontamente o convite para contribuir nesta etapa do trabalho.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos (PEA).

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), pelo apoio logístico para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro.

Ao Centro de Apoio a Pesquisa da UEM, pela disponibilização da microscopia eletrônica de varredura, para identificação das diatomáceas. Obrigada por toda atenção!

Ao Eduardo Ribeiro Cunha (Du) por toda ajuda e atenção que foram fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho! Muito obrigada!

Ao Prof. Dr. Roger Paulo Mormul e ao Ms. Rafael Tramonte por confiarem a mim a participação no projeto na qual esta dissertação faz parte.

Aos meus professores pelos ensinamentos concedidos, fundamentais para minha formação.

Á equipe de campo da base do Nupélia.

Á Aldenir Cruz e Jocemara C. dos Santos pela ajuda incondicional.

Á Biblioteca Setorial do Nupélia, especialmente á Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt.

Aos meus amigos do laboratório: Andressa, Aparecida, Bárbara, Daiane, Helivânia, Lorena, Luciana, Maria Gabriela, Ubirajara, pela amizade, auxílio, risadas e muito companheirismo. Á And por toda parceria de anos, á Bá por estar sempre aberta a me ouvir e ajudar, á Dai e Heli pela amizade linda que construímos, á Lu pelo carinho, atenção e conselhos mais sinceros, á Gabi e o Bira pelas risadas, ajudas e torcida, á Lorena e Cida pelo apoio e cia.

Á todos os amigos que a vida me proporcionou, em especial á Laís.

Ao Carlos, por sempre torcer por mim.

Á todos da minha família pela força, carinho e orações.

Á minha irmã Anna Julia pela companhia e apoio. Tenho muito orgulho de você!

Aos meus pais José Antônio e Elizabete por todo amor, dedicação, incentivo e apoio.

Amo muito vocês!

Das utopias

Se as coisas são inatingíveis... ora!
Não é motivo para não querê-las...
Que tristes os caminhos, se não fora
A presença distante das estrelas!

(Mário Quintana)

Sê

Se não puderes ser um pinheiro, no
topo de uma colina,
Sê um arbusto no vale, mas sê o
melhor arbusto à margem do regato.
Sê um ramo, se não puderes ser uma
árvore.
Se não puderes ser um ramo, sê um
pouco de relva
E dá alegria a algum caminho.

Se não puderes ser uma estrada,
Sê apenas uma senda,
Se não puderes ser o Sol, sê uma
estrela.
Não é pelo tamanho que terás êxito
ou fracasso...
Mas sê o melhor no que quer que
sejas.

(Douglas Malloch)

Complexidade de *habitat* determinando padrões de aninhamento e *turnover* na comunidade de algas perifíticas

RESUMO

Considerando que a complexidade de *habitat* está diretamente ligada à manutenção da biodiversidade em ecossistemas aquáticos, realizou-se um experimento em campo para estudar a estrutura da comunidade de algas perifíticas (riqueza, biomassa, densidade e diversidade) em substratos artificiais com diferentes graus de complexidades. Esperávamos que uma maior complexidade estrutural elevava os atributos da comunidade perifítica e também, se as diferenças na composição de espécies entre substratos foram o resultado do *turnover* de espécies e/ou aninhamento. O experimento foi realizado *in situ* em uma lagoa da planície de inundação do alto rio Paraná. Macrófitas artificiais com diferentes complexidades foram incubadas de forma aleatória, próximas à um banco de macrófitas naturais, e retiradas após a colonização do perifíton para análise qualitativa e quantitativa. A riqueza e diversidade de espécies para ambos os substratos não apresentaram diferenças significativas entre os distintos tipos de substratos. Porém, a biomassa (chl *a*) e densidade de espécies diferiram, com maior biomassa e densidade no substrato complexo. O resultado evidencia que, embora a fonte de propágulos seja a mesma, substratos complexos disponibilizam espaço para um maior número de organismos, e que substratos mais simplificados alteram a abundância de espécies de um sistema. Os dados obtidos indicaram que tanto o aninhamento quanto o *turnover* afetaram a estrutura da comunidade de algas perifíticas. O aninhamento diferiu entre estruturas simples e complexas somente quando a abundância de espécies foi considerada. Ao contrário, a substituição de espécies foi significativamente diferente somente quando consideramos a ocorrência de espécies. Para tanto, buscamos ressaltar a importância da complexidade de *habitats* em determinar padrões da diversidade *beta* (*turnover* e aninhamento) aliados aos dados de abundância de espécies para estruturação da comunidade perifítica.

Palavras-chave: Arquitetura da macrófita. Diversidade *beta*. *Habitat* simplificado. Perifíton.

***Habitat* complexity determining nestedness and turnover patterns in the community of periphytic algae**

ABSTRACT

Considering that *habitat* complexity is directly linked to the maintenance of biodiversity in aquatic ecosystems, we carried out an field experiment to study the community structure of periphytic algae (richness, biomass, density and diversity) in artificial substrates with different degrees of complexity. We expected that greater structural complexity elevates the attributes of the periphytic community. We also evaluated whether the differences in species composition between substrates were the result of species turnover and/or nestedness. The experiment was carried out *in situ*, in a lagoon of the Upper Paraná River floodplain. Artificial macrophytes with different complexities were randomly incubated near a bank of natural macrophytes and removed after colonization of the periphyton for qualitative and quantitative analysis. The richness and diversity of species for both substrates did not differ. However, the biomass (chl a) and density of species differed between substrate types, with high biomass and density in the complex substrates. This result shows that although the source of propagules is the same, complex substrates provide space for a greater number of organisms, and that more simplified substrates alter the abundance of species. Our results also indicated that both nestedness and turnover affected the community structure of periphytic algae. Nestedness differed between simple and complex structures only when species abundance was considered; distinctly, species turnover was significantly different only when species occurrence was considered. Thus, we highlight the importance of *habitat* complexity in determining patterns of *beta* diversity (turnover and nestedness) allied to species abundance data for structuring the periphytic community.

Keywords: Macrophyte architecture. *Beta* diversity. Simplified *habitat*. Periphyton.

Dissertação elaborada e formatada conforme
as normas da publicação científica
Freshwater Biology. Disponível em:
<<https://mc.manuscriptcentral.com/fw>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 METODOLOGIA	13
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	13
2.2 SUBSTRATOS ARTIFICIAIS.....	14
2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	15
2.4 ATRIBUTOS ESTRUTURAIS DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS...16	
2.5 ANÁLISES DOS DADOS.....	17
3 RESULTADOS	18
4 DISCUSSÃO	21
REFERÊNCIAS	25
APÊNDICE A – Tabela de abundância e frequência de espécies de algas perifíticas. 33	

1 INTRODUÇÃO

Compreender os padrões de diversidade biológica talvez seja um dos aspectos mais desafiadores da ecologia. Isso porque os padrões emergentes de diversidade são resultantes de diversos processos que ocorrem em múltiplas escalas (Keddy, 2001). Um dos aspectos que se referem à manutenção da biodiversidade e coexistência de espécies é a complexidade do *habitat* que por muito tempo tem sido um foco de investigação ecológica (Tews *et al.*, 2004). O estudo seminal de MacArthur & MacArthur (1961), por exemplo, demonstra uma relação de aumento na diversidade de aves com o aumento na diversidade de estratos de vegetação, sugerindo que ambientes mais complexos podem oferecer mais nichos. Além disso, os *habitats* complexos influenciam as interações bióticas, a distribuições de tamanho de corpo das espécies, suportando maior número e biomassa de organismos do que os *habitats* simples (Stewart *et al.*, 2003; Mac Abendroth *et al.*, 2005), também promovem uma grande variedade e quantidade de recursos, diferentes micro-*habitats*, e refúgios físicos contra predadores (Johnson, 2007; Kovalenko *et al.*, 2012).

A simplificação de *habitats*, em consequência, é uma ameaça à diversidade de espécies (Cardinale *et al.*, 2002) porque nichos são perdidos e as interações bióticas são afetadas. Perturbações antrópicas vêm simplificando a estrutura dos ecossistemas aquáticos através da homogeneização de *habitats*, de alterações na frequência e intensidade de distúrbios naturais e da homogeneização da biota (Rahel, 2000; Cardinale *et al.*, 2002). Dessa forma, a complexidade do *habitat* desempenha um papel fundamental na estruturação e no funcionamento das comunidades aquáticas (Tokeshi & Arakaki, 2012). As condições físicas do *habitat* são fatores chaves na determinação da composição, abundância e distribuição de organismos em escala local (Allan & Castillo, 2007; Tokeshi & Arakaki, 2012), determinando a comunidade que está associada a cada *habitat* (Costa & Mello, 2008; Tokeshi & Arakaki, 2012). Porém, os efeitos da complexidade de *habitat* sobre a base da cadeia trófica na região litorânea ainda são pouco investigados. Ao afetar grupos de organismos aquáticos de formas diferentes, os efeitos dos *habitats* complexos podem-se propagar a vários níveis tróficos (Thomaz & Cunha, 2010). E como a diversidade de espécies está diretamente relacionada à produtividade e à estabilidade dos ecossistemas aquáticos, entender o papel da complexidade de *habitat* sobre comunidades é fundamental para manutenção e funcionamento dos mesmos (Loreau *et al.*, 2002).

Em ecossistemas aquáticos rasos, as macrófitas aquáticas proporcionam estrutura física, aumentando a complexidade dos *habitats* (Thomaz *et al.*, 2008; Kovalenko *et al.*, 2012). As plantas aquáticas são componentes importantes na estruturação do ecossistema, promovendo modificações em sua arquitetura e afetando, por conseguinte, o crescimento e sobrevivência dos organismos aquáticos (Carpenter & Lodge, 1986; Dionne & Folt, 1991). O aumento da complexidade de *habitat* pela vegetação disponibiliza maiores áreas de colonização e refúgios para diversos organismos (Taniguchi *et al.*, 2003; Thomaz *et al.*, 2008). Entre estes organismos estão às algas perifíticas, que constituem uma grande parcela na produtividade primária dos ecossistemas aquáticos, principalmente quando associadas às macrófitas aquáticas (Moschini-Carlos, 1999; Rodrigues *et al.*, 2003; Biolo & Rodrigues, 2011). O aumento da complexidade de *habitats* promovida pela arquitetura das macrófitas disponibiliza áreas para colonização e pode elevar a abundância e diversidade de algas perifíticas (Biolo & Rodrigues, 2013).

Apesar da extensa literatura relacionando diversidade e complexidade de habitats, poucos estudos têm explorado os possíveis padrões associados com essas relações. A complexidade do *habitat* também pode afetar padrões de diversidade *beta*, ou seja, a variabilidade na composição das espécies entre as comunidades de uma determinada área (Anderson, *et al.*, 2006). Dessa forma, a diferença na composição de *habitats* simples e complexos pode resultar da substituição (*turnover*) e/ou da perda de espécies (distribuição aninhada), em que biotas estruturalmente simples seriam um subconjunto de biotas mais complexas (Wright *et al.*, 1998; Baselga, 2010). Além disso, é conhecido que *habitats* mais complexos fornecem mais recursos e refúgios, considerando que o requerimento das espécies favorece uma maior estocasticidade na colonização, levando a um padrão de *turnover*. Por outro lado, um maior aninhamento irá ocorrer se somente um subconjunto de espécies persistirem nos *habitats* mais simplificados, já que o filtro ambiental exclui as espécies que não são tolerantes a essas condições (Chase & Myers, 2011). Assim, é possível deduzir que a complexidade do *habitat* é um importante fator regulador da diversidade *beta*. Indícios dessas deduções são sugeridos, mas pouco explorados na literatura (Schneck *et al.*; 2011; Heino *et al.*; 2015; Petch *et al.*, 2016).

Neste estudo, realizamos um experimento em campo para estudar a influência da complexidade da arquitetura do substrato sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas de um lago. Testamos a hipótese de que a diversidade, riqueza, densidade e biomassa da comunidade são mais elevadas em substratos complexos comparado aos

simples e que haverá uma mudança na composição de espécies da comunidade dos substratos mais simples para os mais complexos. Na qual, a comunidade perifítica apresentará um padrão de aninhamento quando considerarmos a abundância das espécies e *turnover* para a ocorrência de espécies. O raciocínio consiste no fato de que a montagem das assembleias de algas nos substratos de diferentes complexidades pode variar devido ao *turnover* e/ou aninhamento de espécies (Schneck *et al.*, 2011), visto que esses padrões não são mutuamente exclusivos (Lennon *et al.*, 2001; Baselga, 2010).

2 METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A planície de inundação do Alto Rio Paraná compreende uma área extensa (28 106 km²), com dinâmica hidrológica razoavelmente regular (Agostinho *et al.*, 2004). A paisagem é composta por diversos tipos de ecossistemas como lagoas conectadas e isoladas, canais secundários e brejos (Stevaux, 1994; Stevoux & Souza, 2004). A área apresenta consideráveis influências antrópicas, como a construção de barragens, as quais retêm nutrientes e resultam em ecossistemas de oligo a mesotróficos. A diversidade de algas da comunidade perifítica atinge 567 espécies já registradas ao longo de 30 anos de monitoramento (*In prep.* Dunck *et al.*, 2017). As classes mais diversas incluem Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chlorophyceae e Zygnemaphyceae. No entanto, classes menos diversas como Crysophyceae, Xanthophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae e Craspedomonaphyceae também são registradas.

A lagoa das Garças (22°43'27.18"S; 53°13' 4.56"O) é um ecossistema permanentemente conectado ao canal principal do Alto Rio Paraná (Fig. 1), apresenta formato alongado (2.128 m de comprimento) e cobre uma área de 14,1 ha, com profundidade média de 2,0 m. O pH é aproximadamente neutro (~ 7), condutividade baixa (~70 µS cm⁻¹) e alta disponibilidade de luz na coluna d'água (profundidade do disco de Secchi ~ 1,5 m). As margens são cobertas por macrófitas aquáticas, principalmente espécies dos gêneros *Eichhornia*, *Polygonum*, *Cyperus* e *Salvinia*, as quais oferecem substrato para colonização do perifíton.

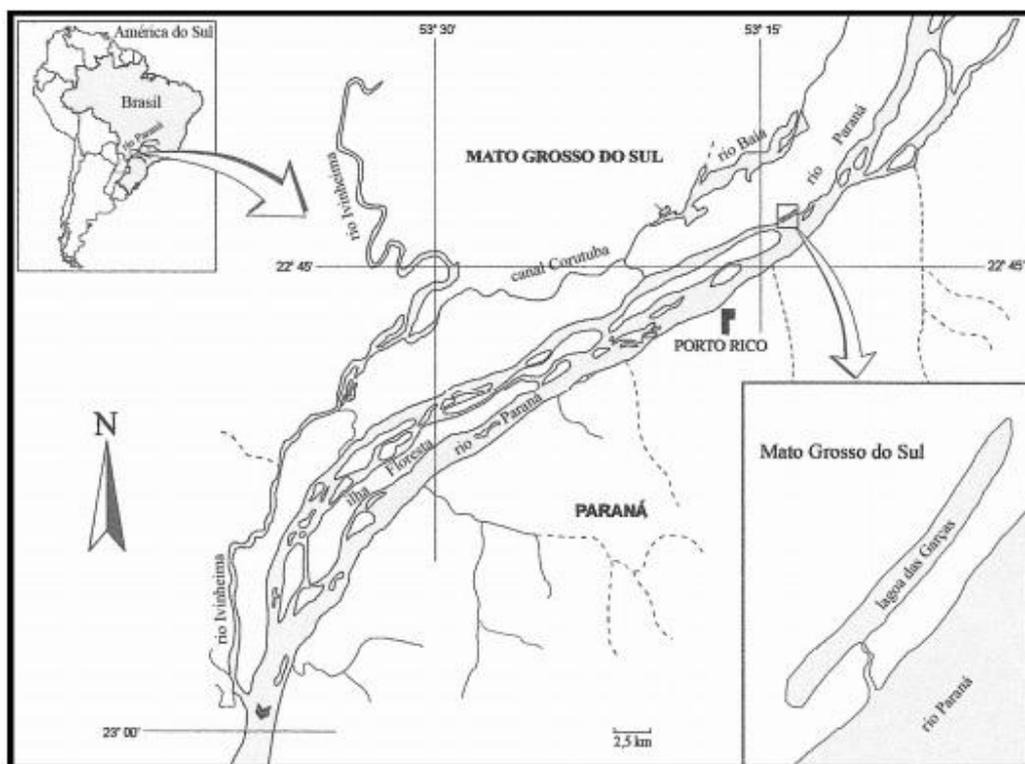


Figura 1: Lagoa das Garças, pertencente a Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (Baseado em Murakami *et al.*, 2009).

2.2 SUBSTRATOS ARTIFICIAIS

Para testar o efeito da complexidade estrutural sobre a comunidade periférica, macrófitas artificiais foram utilizadas como substratos de colonização. Macrófitas artificiais permitem a manipulação da complexidade estrutural, ao mesmo tempo que garantem o controle de fatores de confundimento encontrados em substratos vegetais naturais, como identidade da planta, área disponível, rugosidade da superfície para colonização e composição química (Taniguchi *et al.*, 2003). As macrófitas artificiais utilizadas foram feitas utilizando tiras de plástico PVC (30,0 mm x 150,0 mm x 0,3 mm), a partir das quais dois níveis de estruturação física foram obtidos – simples e complexo (Taniguchi *et al.*, 2003). O nível simples constituiu a tiras de plástico inalteradas, enquanto que o nível complexo foi obtido pela adição de cortes paralelos a cada 1 mm nas bordas das tiras plásticas (Fig. 2). Para obter estimativas quantitativas dos níveis de complexidade estrutural das macrófitas artificiais, as dimensões fractais (D) das silhuetas das estruturas foram estimadas utilizando o software Fractop v.0.3 (Jelinek *et al.*, 2003). As dimensões fractais médias das estruturas simples ($D = 1,1$) e complexas ($D = 1,7$) se aproximaram das observadas para macrófitas relativamente

abundantes na região, como *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc. ($D \sim 1,2$) e *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth ($D \sim 1,7$) (Dibble & Thomaz, 2009).



Figura 2: Esquema dos substratos artificiais utilizados no experimento (A) Simples e (B) Complexo (adaptado de Mormul *et al.*, 2011).

2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Quatro tiras plásticas de uma mesma complexidade agrupadas e fixadas em uma estrutura plástica circular ($\varnothing = 10$ cm) constituíram uma unidade experimental. As unidades experimentais foram anexadas à flutuadores de modo que as macrófitas artificiais ficassem dispostas na coluna d'água e próximas à superfície (Fig. 3). Em fevereiro de 2015, as unidades experimentais foram incubadas na lagoa das Garças próximas às margens de estandes de macrófitas constituídas principalmente por *Eichhornia azurea*, garantindo fontes de propágulos colonizadores. A disposição das unidades experimentais foi aleatória e cada tratamento foi replicado 10 vezes, totalizando 20 unidades experimentais. O período de colonização foi de 23 dias que é demonstrado como suficiente para que a comunidade perifítica atinja a maturidade (Patrick *et al.*, 1954; Vercellino & Bicudo, 2006).



Figura 3: Macrófitas artificiais confeccionadas e disposição dos substratos no ambiente de colonização das algas perifíticas.

2.4 ATRIBUTOS ESTRUTURAIS DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS

O material perifítico foi removido dos substratos artificiais com o auxílio de escova de nylon e água destilada. Seguindo os protocolos padrões de descrição da comunidade de algas perifíticas, alíquotas do material (2,5 ml do volume padronizado) obtidas com pipeta de Hensen-Stempel, foram destinadas à análise quantitativa e qualitativa. Os protocolos para análises quantitativas e qualitativas foram projetados para otimizar respectivamente as estimativas de densidade de algas e de estrutura taxonômica da comunidade perifítica. A alíquota destinada à análise quantitativa foi fixada com solução de Lugol acético 5% e a contagem de algas perifíticas foi realizada utilizando câmaras de sedimentação e microscopia invertida (*sensu* Utermöhl, 1958). O procedimento de contagem considerou a inspeção de campos em um “grid” até saturação na detecção de novas espécies ou obtenção de 100 indivíduos do táxon predominante (Bicudo, 1990). As densidades dos taxa foram estimadas apropriadamente (*sensu* Ros, 1979) e expressas em ind. cm⁻².

A segunda alíquota foi fixada em solução Transeau na proporção 1:1 recomendado por Bicudo e Menezes (2006), e destinada para análise qualitativa. A identificação das espécies foi por meio da preparação de lâminas temporárias, em

microscopia óptica binocular. Para a identificação das espécies de diatomáceas foram preparadas lâminas permanentes seguindo a técnica de Simonsen (1974), modificada por Moreira-Filho & Valente-Moreira (1981). As identificações foram realizadas até o menor nível taxonômico possível (espécies) de acordo com a literatura clássica e regional, seguindo a classificação de Round (1965). Uma terceira alíquota foi destinada para análise de clorofila-*a*. A extração do pigmento foi realizada com acetona 90% e as concentrações foram determinadas pelo método espectrofotométrico (Golterman *et al.*, 1978) e expressas em $\mu\text{g L}^{-1}$.

Além das medidas de densidade de indivíduos, concentração de clorofila-*a* e composição de espécies, medidas de diversidade de espécies foram obtidas. As medidas de diversidade incluíram a riqueza de espécies, diversidade de Shannon e diversidade de Simpson, obtidas a partir dos dados quantitativos.

2.5. ANÁLISE DOS DADOS

Diferenças na densidade de indivíduos, concentração de clorofila-*a*, riqueza de espécies, índice de Shannon e índice de Simpson entre estruturas simples e complexas foram testadas através de testes-*t* de Student. Pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram avaliados e, apesar de leves violações, alternativas não-paramétricas não foram necessárias devido a robustez do teste.

A diversidade *beta* entre as amostras foi descrita utilizando os coeficientes de dissimilaridade para diferença percentual (Bray-Curtis) e Jaccard calculados sobre matrizes de abundância e ocorrência de espécies, respectivamente. Estes índices são análogos entre si e permitem a derivação de diferentes aspectos da diversidade *beta*, tais como os componentes aninhamento e *turnover* de espécies. Diferenças na diversidade *beta* total, e nos componentes aninhamento e *turnover* de espécies, entre estruturas simples e complexas foram testadas utilizando Análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA). Testes de homogeneidade multivariada da dispersão de grupos seguidos de testes de permutação foram utilizados para avaliar o pressuposto de homogeneidade da variância em PERMANOVA. Todos os testes de permutação para avaliar a significância estatística consideraram 999 randomizações. Para resumir a variação na diversidade *beta* e os componentes de aninhamento e *turnover* de espécies entre estruturas simples e complexas que fornecem visualização gráfica da estrutura de dados, foram utilizadas as análises de coordenadas principais

(PCoA). As análises foram realizadas no ambiente R utilizando os pacotes vegan e stats (Oksanen *et al.*, 2013; R Development Core Team).

3 RESULTADOS

Um total de 197 espécies foram registradas neste estudo, 165 no substrato simples e 163 no substrato complexo, divididas em oito classes: Bacillariophyceae, Oodogoniophyceae, Chlorophyceae, Zygnemaphyceae, Cyanophyceae, Xanthophyceae, Euglenophyceae e Craspedomonadophyceae. Quanto à frequência de ocorrência das espécies, 25% foram frequentes, 20% comuns e 55% raras (ver Apêndice).

A densidade de indivíduos ($t_{(18)} = 7,99$, $p < 0,01$) e a concentração de clorofila *a* ($t_{(18)} = 1,47$, $p < 0,01$) foram maiores nas estruturas complexas que nas estruturas simples, indicando que *habitats* estruturalmente mais complexos oferecem maior capacidade de suporte (Fig. 4 B e C). A riqueza de espécies ($t_{(18)} = 0,66$, $p > 0,01$), o índice de Shannon ($t_{(18)} = 1,21$, $p > 0,01$) e de Simpson ($t_{(18)} = 1,18$, $p > 0,01$) não diferiram entre as estruturas simples e complexas, indicando que a diversidade de espécies é independente da complexidade estrutural e do aumento no número de indivíduos (Fig. 4 A, D, E).

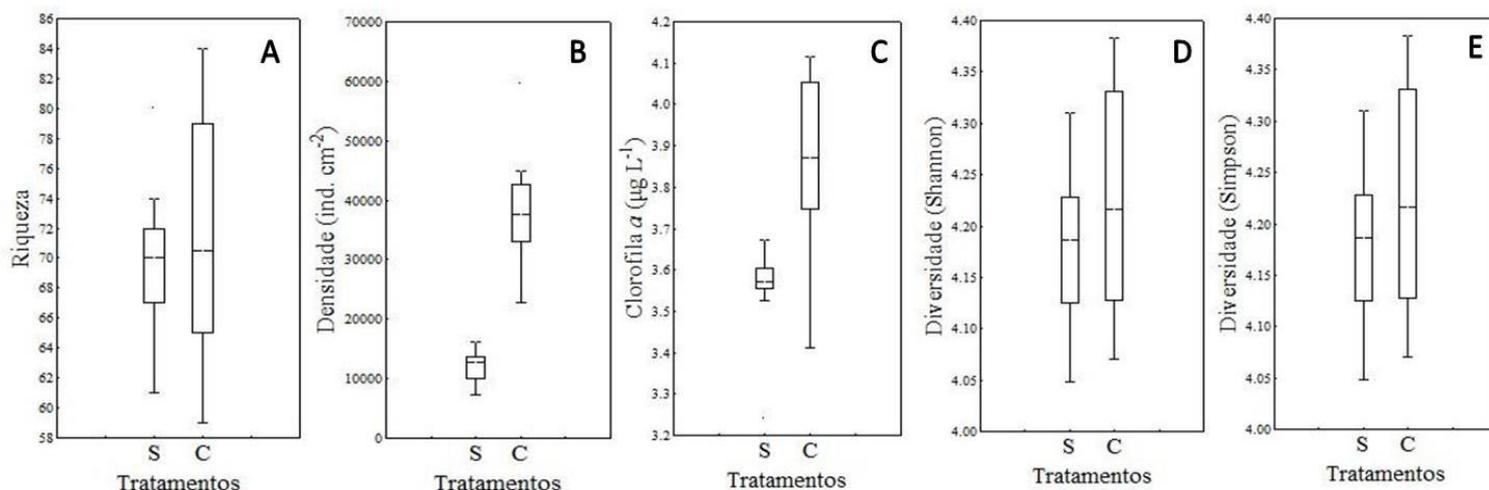


Figura 4: Diferenças na riqueza de espécies (A), densidade (B), biomassa (C) na diversidade de Shannon (D) e de Simpson (E) nos tratamentos simples (S) e complexo (C) da comunidade de algas perifíticas.

Independente do substrato, Bacillariophyceae foi substancialmente mais abundante. Chlorophyceae foi mais abundante nas estruturas simples do que nas estruturas complexas, enquanto que Cyanophyceae e Zygnemaphyceae exibiram o padrão inverso (Fig. 5).

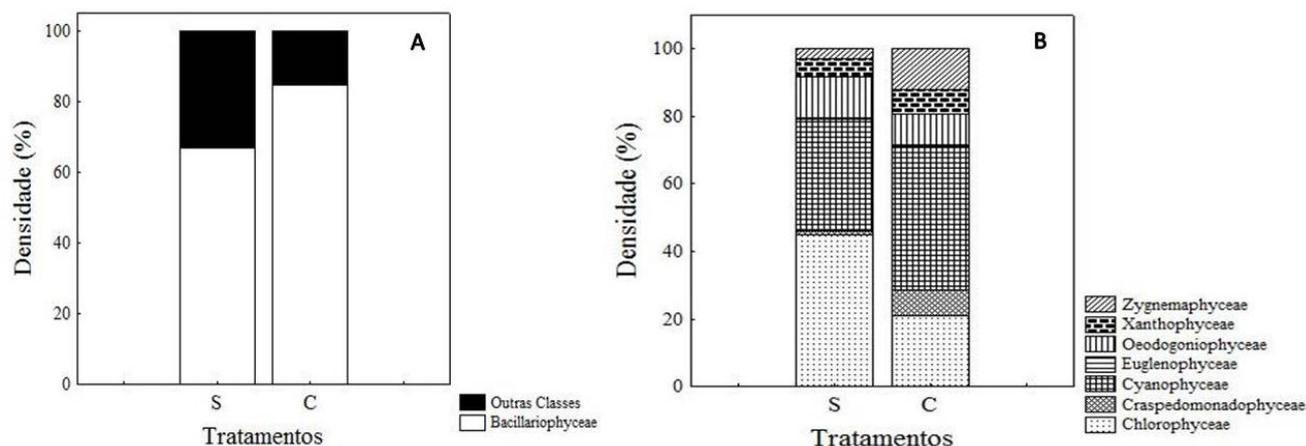


Figura 5: Densidade relativa de todas as classes de algas perifíticas (A), com destaque para a classe Bacillariophyceae; Densidade relativa das demais classes (B), exceto Bacillariophyceae, no substrato simples (S) e complexo (C).

Dois espécies foram altamente abundantes neste estudo, *Stigeoclonium nanum* (Dillwyn) Kützing (Chlorophyceae) e *Nitzschia amphibia* Grunow (Bacillariophyceae). Ambas as espécies foram abundantes nos dois tratamentos, porém *S. nanum* foi mais representativa nos substratos simples e *N. amphibia* nos substratos complexos (Fig. 6).

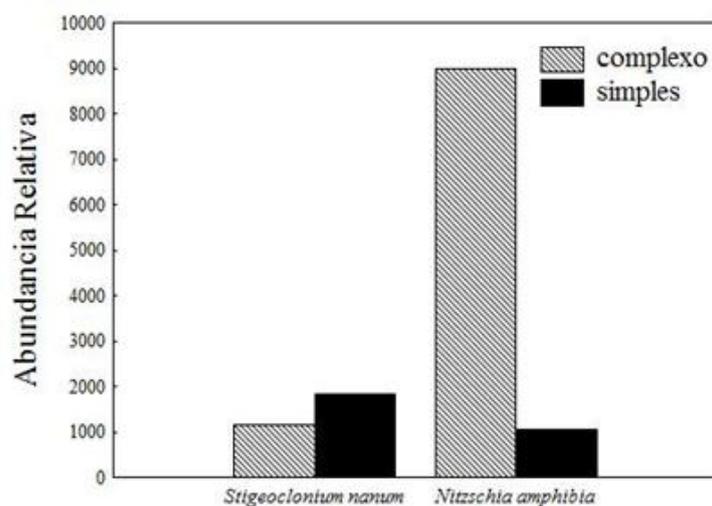


Figura 6: Abundância relativa de duas espécies de algas perifíticas, *Stigeoclonium nanum* (Chlorophyceae) e *Nitzschia amphibia* (Bacillariophyceae), nos substratos simples e complexo.

O padrão obtido com a ordenação PCoA do conjunto de dados quantitativos foi distinto ao obtido na ordenação do conjunto de dados qualitativos. Na ordenação da matriz de dados quantitativos (Fig. 8) o eixo 1 conseguiu separar marcadamente os dois tipos de substratos, ao contrário da ordenação com os dados qualitativos (Fig. 7), onde os tratamentos ficaram sobrepostos, com uma maior variação entre as amostras dos substratos simples.

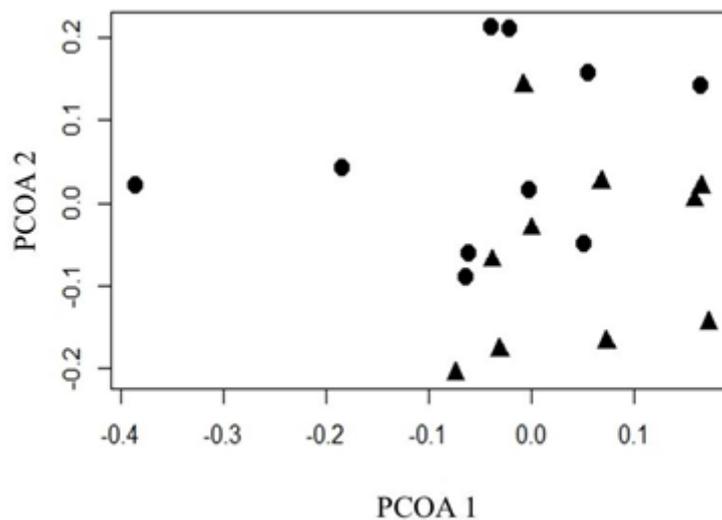


Figura 7: Ordenação da PCoA para matriz de presença e ausência de espécies (índice de Jaccard).

Símbolos: ● = substrato simples; ▲ = substrato complexo.

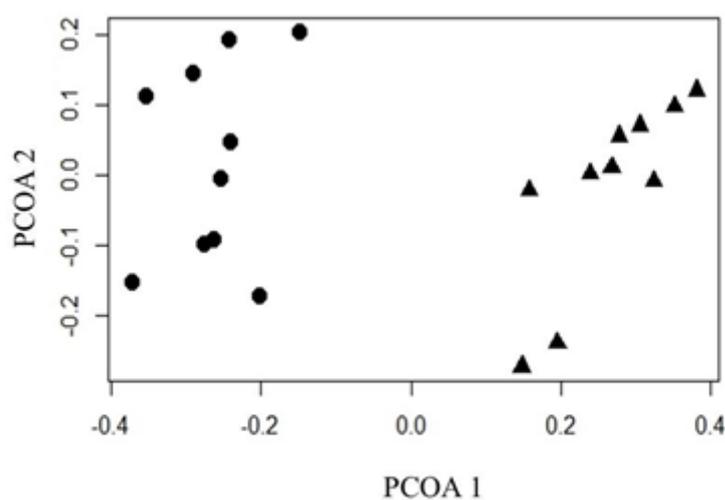


Figura 8: Ordenação da PCoA para matriz de abundância de espécies (índice de Bray-Curtis).

Símbolos: ● = substrato simples; ▲ = substrato complexo.

A composição de algas perifíticas diferiu na diversidade *beta* total (β_{total} : $F=10,193$; $p < 0,001$), sugerindo que ao menos um dos componentes é afetado pela variação na complexidade. Tanto a dissimilaridade da diferença percentual quanto a de Jaccard diferiram entre as estruturas simples e complexas (Tabela 1). Contudo, as respostas do aninhamento e substituição de espécies à variação na complexidade estrutural foram contrastantes entre as abordagens de abundância e de ocorrência das espécies. O aninhamento diferiu entre estruturas simples e complexas somente quando a abundância de espécies foi considerada. Distintamente, a substituição de espécies foi significativamente diferente somente quando a ocorrência de espécies foi considerada.

Tabela 1: Análises multivariadas de permutação de variância (PERMANOVA) para os padrões de aninhamento e *turnover* na distribuição de espécies de algas perifíticas para os conjuntos de dados de abundância (AB) e presença e ausência de espécies (PA).

		Turnover	Aninhamento
PA	F	1,8767	0,38194
	df	1:18	1:18
	<i>p</i>	0,007*	0,986
AB	F	-6,2883	57,318
	df	1:18	1:18
	<i>p</i>	0,999	0,001*

4 DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que a complexidade estrutural pode ter um papel fundamental na estruturação dos padrões dos componentes da diversidade *beta* das comunidades perifíticas. Os componentes da diversidade *beta* apresentaram padrões distintos entre o índice quantitativo e o índice qualitativo, ressaltando que o efeito da complexidade de *habitat* sobre a diversidade *beta* é mediado pela importância da abundância relativa das espécies. Apesar disso, ao contrário de nossas expectativas, a

riqueza de espécies e diversidade não aumentaram em substratos mais complexos, mesmo com a abundância da comunidade perifítica expressivamente maior nos maiores níveis de complexidade. Isso sugere que os padrões de riqueza na comunidade perifítica são independentes do favorecimento do número de indivíduos.

A diversidade *beta* pode ser estimada de diferentes maneiras e para muitos propósitos (ver Tuomisto, 2010a, b). Estes diferentes métodos podem produzir resultados contrastantes. De fato, a dissimilaridade entre comunidades pode surgir simplesmente devido as diferenças na riqueza de espécies locais (Baselga, 2010; Chase *et al.*, 2011), mas também devido a diferenças na abundância das espécies. Porém, o aninhamento e o *turnover* podem ocorrer simultaneamente, pois a autoecologia das espécies e os processos de dispersão influenciam os padrões de distribuição da comunidade (Soininen, 2008).

Os resultados indicaram que tanto o aninhamento quanto o *turnover* afetaram a estrutura da comunidade de algas perifíticas. As respostas do aninhamento e substituição de espécies em relação à variação na complexidade estrutural foram contrastantes entre as abordagens de abundância e de ocorrência das espécies. Considerando a matriz de dados de presença e ausência, o padrão de distribuição de espécies observado foi a substituição de algumas espécies, principalmente das raras, entre os substratos complexo e simples (Fig.9; ver Apêndice).

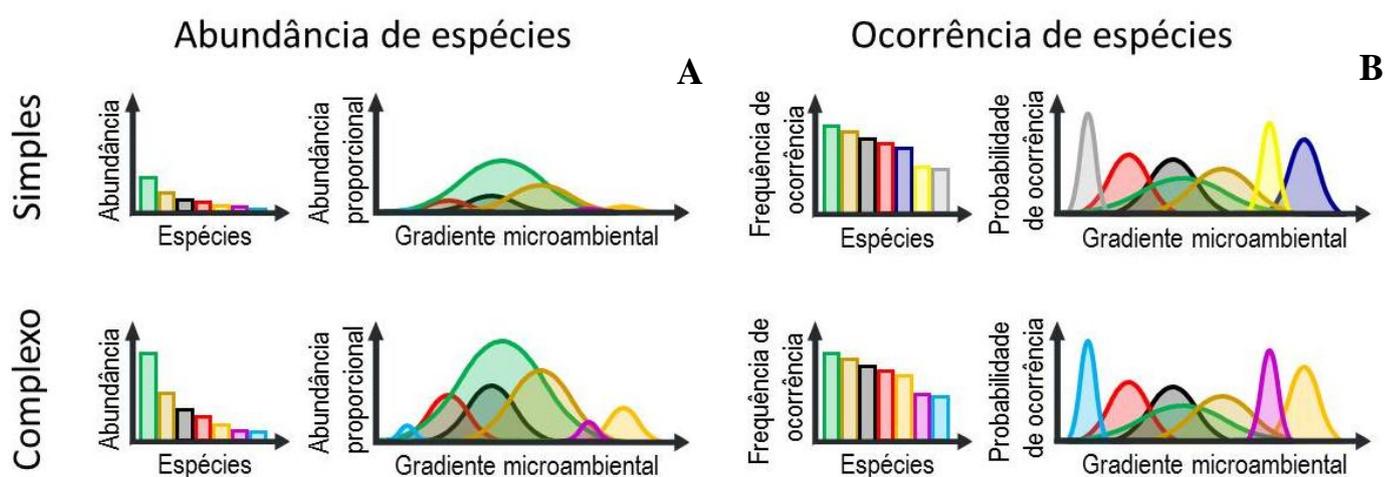


Figura 9: Esquema representativo das respostas contrastantes do padrão de aninhamento (A) e substituição de espécies (B) à variação na complexidade estrutural entre as abordagens de abundância e de ocorrência das espécies.

Já o padrão de aninhamento encontrado neste estudo foi observado apenas para o conjunto de dados quantitativos, na qual, a abundância proporcional da comunidade de algas perifíticas do substrato simplificado foi um subconjunto da comunidade do substrato complexo (Fig.9). É evidente, que neste estudo, a abundância das espécies foi determinante no padrão de aninhamento. Além disso, apenas os atributos densidade e biomassa (clorofila-*a*) apresentaram diferença significativa entre os substratos, sendo maiores no substrato complexo. Provavelmente, devido ao fato de ambientes estruturalmente complexos suportarem maior número e biomassa de organismos por fornecerem mais nichos e formas de exploração dos recursos ambientais (Bazzaz, 1975; Tews *et al.*, 2004).

Esse aumento da área de colonização promovida pela complexidade estrutural, além de aumentar a abundância de espécies firmemente aderidas ao substrato, também pode aumentar a densidade de espécies metafíticas (Schneck *et al.*, 2011). Neste estudo, as algas metafíticas (principalmente as espécies da classe Zygnemaphyceae) apresentaram maior abundância quando associadas aos substratos complexos. Esses organismos isolados podem ocorrer na mucilagem secretada por outras algas, ou serem espécies livremente móveis (Round, 1984; Gerrath, 2003; Lowe, 2003). Algas caracterizadas como metafíticas podem se beneficiar dos espaços proporcionados pela complexidade usando a dimensão vertical para explorar os recursos disponíveis e obter proteção contra os herbívoros ou perturbações (Murdock & Dodds, 2007).

Dois espécies foram altamente abundantes em ambos substratos, porém uma espécie de diatomácea (*Nitzschia amphibia*) foi mais abundante no substrato complexo e uma clorofícea (*Stigeoclonium nanum*) foi mais representativa no substrato simples. Os substratos estruturalmente mais complexos podem acumular uma maior matriz de biofilme que os substratos mais simples (Clifford *et al.*, 1992; Bergey, 1999), facilitando assim a colonização por diatomáceas (Wehr & Sheath, 2003) por fornecer nutrientes adicionais e suportar o crescimento das mesmas (Murdock & Dodds, 2007). Além disso, por abrigarem mais matéria orgânica, a incidência de luz nos substratos complexos diminui, o que leva a persistência e a dominância de diatomáceas, as quais toleram essas condições. Substratos simples que acumulam menos matéria orgânica permitem uma maior disponibilidade de luz, favorecendo as algas verdes que devem apresentar vantagens competitivas nessas condições, como, por exemplo, o *Stigeoclonium nanum*.

O aumento da riqueza de espécies com a crescente complexidade do *habitat* é uma relação bem conhecida na ecologia de comunidades (Schneck *et al.*, 2011; Pierre & Kovalenko, 2014; Stein *et al.*, 2014). Em geral, os *habitats* complexos contêm um número maior de espécies do que *habitats* simples, uma vez que proporcionam uma maior variedade e quantidade de recursos (Pierre & Kovalenko, 2014). Contudo, neste estudo a riqueza e a diversidade de espécies não foram significativamente diferentes, padrão que pode ser explicado por dois aspectos. Primeiro, porque ambos os substratos foram colonizados em um mesmo local, recebendo uma mesma fonte de propágulos. Segundo, provavelmente porque a arquitetura da macrófita aumenta área, mas não aumenta a complexidade de superfície de colonização (como a rugosidade que aumenta a complexidade de colonização de microalgas em uma microescala), observado em outros estudos (Bergey, 1999; Murdock & Dodds, 2007; Schneck *et al.*, 2011).

A complexidade de *habitat* promovida pela arquitetura das macrófitas aquáticas atua em várias escalas espaciais aumentando a abundância de vários organismos aquáticos, além de provocar alterações na composição das comunidades (Tews *et al.*, 2004; Tokeshi & Arakaki, 2012), assim como observado em nosso estudo. Ao afetar os grupos de organismos aquáticos de forma diferente, os efeitos estruturantes das macrófitas podem se propagar por vários mecanismos bióticos. Um desses mecanismos é o encontrado neste estudo, o qual, observamos um aumento da abundância de algas perifíticas em estruturas mais complexas. Esse mecanismo proporcionado pela complexidade do substrato representa um feedback positivo sobre a abundância total e a diversidade de macroinvertebrados e peixes nas zonas litorâneas (Thomaz & Cunha, 2010), já que as algas representam uma fonte de alimento direta ou indireta para esses organismos. Assim, a estrutura do *habitat* é fundamental para várias assembleias aquáticas que usam macrófitas como abrigo, reprodução e locais de forrageamento (Delariva *et al.*, 1994; Dibble *et al.*, 1996; Taniguchi *et al.*, 2003; Raizer & Amaral, 2001; Paillisson *et al.*, 2006; Padial *et al.*, 2009).

Porém, as atividades humanas que levam a perdas de *habitat* devido a alterações em plantas aquáticas são as principais responsáveis pelas alterações nos aspectos estruturais das comunidades biológicas. Desse modo, o aumento do conhecimento sobre a relação entre biodiversidade de algas e complexidade de *habitat* é muito importante para elaboração de diagnósticos ambientais mais eficientes e precisos, particularmente na região tropical, considerando o papel fundamental da comunidade perifítica no funcionamento dos ecossistemas aquáticos rasos (Vadeboncoeur & Steinman, 2002).

Além disso, a simplificação do *habitat* (pelo menos como mostrado neste estudo usando a arquitetura do substrato) é uma das principais ameaças à biodiversidade, e pode não apenas reduzir a riqueza de espécies localmente, e homogeneizar as comunidades no espaço (Petsch *et al.*, 2016), mas também alterar a abundância das espécies, como observado neste estudo. E a resposta das algas perifíticas à simplificação do substrato pode depender da sua capacidade de lidar com a perturbação e o esgotamento dos recursos (Passy, 2007; Lange *et al.*, 2016).

Assim, este trabalho buscou evidenciar a importância da complexidade de *habitats* em determinar padrões da diversidade *beta* (*turnover* e aninhamento) aliados aos dados de abundância de espécies para estruturação da comunidade perifítica. Sugerimos que as diferenças na composição de espécies entre substratos simples e complexos em nosso experimento resultaram da montagem das comunidades que são dependentes das diferentes capacidades das espécies de se estabelecerem em substratos mais ou menos complexo, causando tanto o aninhamento como o *turnover* das espécies.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A. A., S. M. THOMAZ & L. C. GOMES, 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology* 3: 255–268.
- ALLAN, J.D., & M.M. CASTILLO. 2007. *Stream ecology: structure and function of running waters*. 2nd edition. Chapman and Hall, New York, N.Y.
- ANDERSON M.J., ELLINGSEN K.E. & MCARDLE B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of *beta* diversity. *Ecology Letters*, 9: 683–693.
- BASELGA, A. 2010. Partitioning the α and nestedness components of *beta* diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134–143.
- BAZZAZ, F. A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.

BERGEY, E. A. 1999. Crevices as refugia for stream diatoms: effect of crevice size on abraded substrates. *Limnology and Oceanography* 44: 1522–1529.

BICUDO, D. C., 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 3(1): 459-475.

BICUDO, C. E. M., & MENEZES, M., 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chaves para identificação e descrições. 2ª edição. São Carlos: Rima.

BIOLO, S., & RODRIGUES, L., 2011. Composição de algas perifíticas (exceto Bacillariophyceae) em distintos substratos naturais de um ambiente semilótico, planície de inundação do Alto Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 34: 307-319.

BIOLO, S., & RODRIGUES, L., 2013. Comparison of the structure of the periphytic community in distinct substrates from a neotropical floodplain. *International Research Journal of Plant Science*, 4: 64- 75.

CARPENTER S. R. & LODGE D. M., 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 347-370.

CARDINALE, B. J., M. A. PALMER, C. M. SWAN, S. BROOKS & N. L. POFF, 2002. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. *Ecology* 83: 412–422.

CHASE, J.M., KRAFT N.J.B., SMITH K.G., VELLEND M. & INOUE B.D., 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in a-diversity. *Ecosphere*, 2: 1–11.

CHASE, J.M. & MYERS, J.A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366: 2351-2363.

CLIFFORD, H. F., R. J. CASEY, AND K. A. SAFFRAN., 1992. Shortterm colonization of rough and smooth tiles by benthic macroinvertebrates and algae (chlorophyll a) in 2 streams. *Journal of the North American Benthological Society* 11:304–315.

- COSTA S. S. & MELO A. S. 2008. *Beta* diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among micro-*habitat* components. *Hydrobiologia*, 598: 131-138.
- DELARIVA, RL., AGOSTINHO, AA., NAKATANI, K., & BAUMGARTNER, G., 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the upper Paraná River floodplain. *Revista UNIMAR*, 16: 41-60.
- DIBBLE, E.D., KILLGORE, K.J., & DICK, G.O., 1996. Measurement of plant architecture in seven aquatic plants. *Journal of Freshwater Ecology*, 11: 311-318.
- DIBBLE, E.D. & THOMAZ, S.M., 2009. Use of fractal dimension to assess *habitat* complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology*, 24: 93-102.
- DIONNE, M. & FOLT C., 1991. An experimental analysis of macrophytes growth forms as fish foraging *habitat*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 123-131.
- DUNCK, B.; JUNQUEIRA, M.G.; BICHOFF, A.; RODRIGUES, L.; JATI, S., & RODRIGUES, L. 2017. Catálogo de algas planctônicas e perifíticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. Em preparação.
- GERRATH, J. F., 2003. Conjugating green algae and desmids. In: J. D. Wehr and R. G. Sheath (eds). *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier, San Diego, California. Pages: 353–381.
- GOLTERMAN, H.L., CLYMO, R.S., OHMSTAD, M.A.M., 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HEINO J., MELO A.S. & BINI L.M., 2015. Reconceptualising the *beta* diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60, 223–235.

JELINEK, H., CORNFORTH, D. & WEYMOUTH, L., 2003. FracTopv.0.3b. Available from: <<http://seal.tst.adfa.edu.au/~s3165516/Fractop>>.

JOHNSON D.W., 2007. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology*, 88: 1716–1725.

KEDDY, P.A. 2001. *Competition*, 2nd edn. Dordrecht: Kluwer.

KOVALENKO, K.E., THOMAZ, S.M. & WARFE, D.M. 2012. *Habitat complexity: approaches and future directions*. *Hydrobiologia*, 685: 1-17.

LANGE K., TOWNSEND C.R. & MATTHAEI C.D., 2016. A trait based framework for stream algal communities. *Ecology and Evolution*, 6: 23–36.

LENNON, J. J., P. KOLEFF, J. J. D. GREENWOOD, AND K. J. GASTON. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70: 966–979.

LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P. (Eds.), 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford University Press, New York, NY.

LOWE, R. L., 2003. Keeled and canalled raphid diatoms. In: J. D. Wehr and R. G. Sheath (eds). *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier, San Diego, California. Pages: 669–684

MACARTHUR, R.H. & MACARTHUR, J.W., 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594–598.

MCABENDROTH, L., RAMSAY, P. M., FOGGO, A., RUNDLE, S. D. AND BILTON, D. T., 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111: 279-290.

MOREIRA-FILHO, H., & VALENTE-MOREIRA, I. M., 1981. Avaliação taxonômica e ecológica das diatomáceas (Bacillariophyceae) epífitas em algas pluricelulares obtidas

nos litorais dos estados do Paraná, Santa Catarina e São Paulo. Boletim do Museu Botânico Municipal, 47: 1-17.

MORMUL, R. P.; THOMAZ, S. M.; TAKEDA, A. M. & BEHREND, R.D., 2011. Structural complexity and distance from source *habitat* determine invertebrate abundance and diversity. Biotropica. 43: 738-745.

MOSCHINI-CARLOS, V., 1999. Importância, estrutura e dinâmica da comunidade perifítica nos ecossistemas aquáticos continentais. In: POMPÊO, M. L. M. (Org.). Perspectivas na Limnologia Brasileira. São Luis: Gráfica e Editora União, p. 91-103.

MURAKAMI, EA., BICUDO, DC., & RODRIGUES, L., 2009. Periphytic algae of the Garças Lake, Upper Paraná River floodplain: comparing the years 1994 and 2004. Brazilian Journal of Biology, 69: 459-468.

MURDOCK, J. N., & W. K. DODDS., 2007. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. Journal of Phycology, 43: 449–460.

OKSANEN J, BLANCHET F.G, KINDT R, LEGENDRE P, MINCHIN P.R, O'HARA R.B, SIMPSON G.L, SOLYMOS P, STEVENS M.H.H, WAGNER H. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7. Available at : <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

PADIAL, AA., THOMAZ, SM. & AGOSTINHO, AA., 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and *habitat* use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. Hydrobiologia, 624: 161-170.

PAILLISSON, JM., REEBER, S., CARPENTIER, A. & MARION, L., 2006. Plant-water regime management in a wetland: consequences for a floating vegetation-nesting bird, whiskered tern *Chlidonias hybridus*. Biodiversity and Conservation, 15: 3469-3480.

PASSY S.I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. Aquatic Botany, 86: 171–178.

PATRICK, R.; HOHN, M. H. & WALLACE, J. H., 1954. A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Notulae Naturae*, 259: 1-9.

PETSCH, D.; SCHNECK, F. & MELO, A. S., 2016. Substratum simplification reduces *beta* diversity of stream algal communities. *Freshwater Biology*, 62: 205–213.

PIERRE J.I.S. & KOVALENKO K.E., 2014. Effect of *habitat* complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, 5: 1–10.

RAHEL, F. J., 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288: 854–856.

RAIZER, J. & AMARAL, MEC. 2001. Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *Journal of Arachnology*, 29: 227-237.

RODRIGUES, L.; BICUDO, D. C., & MOSCHINI-CARLOS, V., 2003. O papel do perifíton em áreas alagáveis e nos diagnósticos ambientais. In: THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (Org.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, p. 211-229.

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <http://www.R-project.org/>.

ROUND, F. E., 1965. *The biology of the algae*. London: Edward Arnold (Publishers) Ltd.

ROUND, F. E., 1984. *The ecology of algae*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

ROS, J., 1979. *Práticas de ecologia*, Omega, Barcelona.

SCHNECK, F.; SCHWARZBOLD, A. & MELO, A. S., 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity assemblage composition, and nestedness. *The North American Benthological Society*, 30: 1042-1056.

SIMONSEN, R., 1974. The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R/V - Meteor, *Meteor Forschungsergebnisse. Reihe D-Biologie*, 19:1-66.

SOININEN, J., 2008. The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. *Protist*, 159: 65–72.

STEIN A., GERSTNER K. & KREFT H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17: 866–880.

STEVAUX, J. C., 1994. Upper Paraná River (Brazil): Geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quaternary International*, 21: 143-161.

STEVAUX, J. C. & SOUZA, I. A., 2004. Floodplain construction in an anastomosed river. *Quaternary International*, 14: 55-66.

STEWART, T.; SHUMAKER, T. & RADZIO, T., 2003. Linear and nonlinear effects of *habitat* structure on composition and abundance in the macroinvertebrate community of a large river. *Am. Midl. Nat.*, 149:293–305.

TANIGUCHI, H., S. NAKANO & M. TOKESHI, 2003. Influences of *habitat* complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBO'RGER, K.; WICHMANN, M. C.; SCHWAGER, M. & JELTSCH, F., 2004. Animal species diversity driven by *habitat* heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.*, 31:79–92.

THOMAZ, S. M.; DIBBLE, E. D.; EVANGELISTA, L. R.; HIGUTI, J. & BINI, L. M., 2008. Influence of aquatic macrophyte *habitat* complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53: 358-367.

THOMAZ, S. M. & CUNHA, E. R., 2010. The role of macrophytes in *habitat* structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22: 218-236.

TOKESHI, M. & ARAKAKI, S., 2012. *Habitat* complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685: 27-47.

TUOMISTO, H., 2010a. A diversity of *beta* diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining *beta* diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33: 2–22.

TUOMISTO, H., 2010b. A diversity of *beta* diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying *betadiversity* and related phenomena. *Ecography*, 33: 23–45.

UTERMÖHL, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitative phytoplankton methodic. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9: 1-39.

VADEBONCOEUR, Y. & STEINMAN, A.D., 2002. Periphyton Function in Lake Ecosystems. *The Scientific World Journal*, 2: 1-20.

VERCELLINO, I. S. & BICUDO, D. C., 2006. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): Comparação entre período seco e chuvoso. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 363-377.

WEHR, J. D., & R. G. SHEATH., 2003. Freshwater *habitat* of algae. In: J. D. WEHR AND R. G. SHEATH (eds). *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier, San Diego, California. Pages 11–57.

WRIGHT, D. H., B. D. PATTERSON, G. M. MIKKELSON, A. CUTLER, & W. ATMAR., 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* (Berlin) 113:1–20.

APÊNDICE A – Tabela de abundância e frequência de espécies de algas perifíticas.

Tabela 1. Espécies de algas perifíticas colonizadas em estruturas simples e complexas. Abundância proporcional entre as estruturas simples (barras azul clara) e complexas (barras azul escuro) é mostrada, assim como a frequência proporcional registrada (vermelho claro e escuro). Também é abordada a abundância total de espécies registradas em estruturas simples (barras de roxo claro) e complexas (barras de roxo escuro). "*" Indicam poucas ocasiões em que a abundância em estruturas simples supera a abundância em estruturas complexas. "A" espécies dominantes em frequência exclusiva para cada nível de complexidade estrutural; "B" mostra espécies dominantes não exclusivas para cada nível de complexidade estrutural; E "C" mostra espécies mais frequentes em determinados níveis de complexidade estrutural.

